

玉米光周期敏感调节机制的研究进展

史 勇¹, 金维环², 任真真¹, 郭 莎¹, 董世凤¹, 温岩朋¹, 陈彦惠¹

(1. 河南农业大学农学院/省部共建小麦玉米作物学国家重点实验室, 郑州 450046; 2. 河南农业大学生命科学学院, 郑州 450002)

摘 要: 光周期敏感限制了温带地区对热带、亚热带玉米种质资源的引进。克隆玉米光周期相关基因并研究其功能和构建光周期调控网络, 是解除这一限制的重要途径。在讨论不同植物光周期敏感调节机制保守性和差异性的基础上, 结合其他植物(主要是拟南芥和水稻)光周期调控机制的研究现状, 对玉米光周期性状的遗传特点以及相关基因的定位、克隆和功能研究进展进行综述。

关键词: 玉米; 拟南芥; 光周期敏感; 调节机制; 基因定位; 基因克隆

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Research Advances in Regulation Mechanism of Photoperiod Sensitivity in Maize

SHI Yong¹, JIN Wei-huan², REN Zhen-zhen¹, GUO Sha¹, DONG Shi-feng¹, WEN Yan-peng¹, CHEN Yan-hui¹

(1. College of Agronomy/National Key Laboratory of Wheat and Maize Crop Science,

Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046;

2. College of Life Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: Photoperiod sensitivity is the main limiting factor for the introduction of tropical and subtropical maize germplasm resources in temperate zones. To break through the obstacle, cloning related genes and studying their functions to construct the gene regulation network of maize photoperiod sensitivity trait, are the major approaches. Photoperiod sensitive regulating mechanisms in different plants are with conservatism and differences. Based on the present studies on photoperiod sensitive regulating mechanism in *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa*, the genetic characteristics, gene mapping, and gene functional characterization of maize photoperiod regulation mechanism were reviewed.

Key words: Maize; *Arabidopsis*; Photoperiod sensitivity; Regulation mechanism; Gene mapping; Gene cloning

玉米是重要的粮饲作物和工业原料, 在保证粮食安全上具有举足轻重的作用。在我国人口不断增加、玉米需求量不断增加和可利用的耕地面积不断减少的背景下, 选育高产新品种是提高玉米总产量的有效方法, 广泛的种质基础是玉米育种可持续发展的保障。热带、亚热带玉米种质含有大量温带种

质所没有的优良特征, 如耐旱、耐涝、气生根发达、茎秆坚韧、抗病、抗虫性高、叶绿素含量高、叶片功能期长等, 而且与温带种质群体遗传差异明显, 相互杂交一般配合力高, 是温带地区优异的外来种质资源。

热带、亚热带种质群体在长期的进化过程中形成了适应低纬度(短日照)条件的光周期敏感性, 在中、高纬度(长日照条件)地区种植表现出诸多不适应, 如植株高大、易倒伏; 抽丝、散粉期延迟, 雌、雄花期不协调、生育期延长, 有的种群甚至在生长季节内不能完成生命周期; 果穗发育不良、空秆率高等, 限制了他们在温带地区的应用。克隆玉米光周期相关的关键基因并研究其表达模式及作用机理, 对钝化玉米光周期敏感性, 引进和利用热带、亚热带种质具有重要的理论与实践意义。本文在讨论高等植物光周期敏感调节机制的保守性和差异性的基础上, 阐

录用日期: 2019-09-16

基金项目: 国家自然科学基金项目“玉米光周期敏感性基因 *ZmqDPS10-22* 的功能及调控网络研究”(31601318)、河南农业大学科研启动金项目

作者简介: 史 勇(1983-), 山东临沂人, 讲师, 博士, 研究方向为作物遗传育种方面。Tel: 15736721860

E-mail: shiyong0539@163.com

陈彦惠为本文通讯作者。E-mail: chy9890@163.com

述该性状的遗传特点及其相关基因定位、克隆和功能研究的现状。

1 高等植物光周期敏感性状调节机制的保守性和差异性

光周期敏感是由多基因控制的数量性状,调节机制复杂,研究对象主要集中在拟南芥和水稻等少数模式植物,其中对拟南芥光周期调节机制研究的最为透彻。通过在其他植物中识别和克隆拟南芥光周期基因的同源基因并对其功能进行研究,发现很多拟南芥光周期调节基因在其他植物中具有同源基因,而且他们的结构和功能具有保守性。如豌豆 *LATE1*(*LATE BLOOMER1*)基因和 *DNE*(*DIE NEUTRALIS*)基因分别与拟南芥 *GI*和 *ELF4*基因同源,他们的突变体植株都对光周期反应不敏感,分别导致植株晚花和早花,其功能与 *GI*和 *ELF4*相似^[1,2]。多数拟南芥光周期调节基因在水稻中也都有同源基因,而且表达模式高度相似。另一方面,不同植物的光周期调节机制又具有特异性。水稻 *OsGI*促进 *Hd1*(拟南芥 *CO*的同源基因)基因的表达,*Hd1*在长日照条件下抑制下游 *Hd3a*(拟南芥 *FT*的同源基因)的表达,导致开花推迟;而在短日照条件下,*Hd1*则诱导 *Hd3a*的表达,导致水稻提前开花^[3]。水稻的 *Ghd7*和在玉米中的同源基因 *ZmCCT*在拟南芥中没有同源基因^[4]。因此,在长期的进化过程中,不同植物与光周期调节相关的同源基因在保留了相同或相似功能的同时也衍生出了新的功能,也有执行相似功能的新基因出现。所以,不同植物之间光周期调节的机制不尽相同,不能用某一个或几个物种的光周期现象解释其他物种的光周期现象。然而,不同物种光周期调节的关键基因又具有保守性,对他们的研究可以为其他植物相关机制的研究提供理论依据。

2 玉米光周期敏感性状的研究进展

2.1 玉米光周期敏感性状的遗传特点

玉米属于短日照作物,对光敏感的临界日照时数为12~13 h,随着光照时间的延长,光周期反应明显。玉米光周期反应的敏感时期一般认为在雄穗分化期^[5],吐丝期比散粉期的反应更敏感。敏感程度主要受材料的来源和生育特征的影响,来源于低纬度地区的种质光周期反应强烈,同一地区,晚熟品种比早熟品种敏感。此外,光周期敏感性同时还受温度、土壤养分、光照强度等的影响^[6]。

光周期敏感性状与开花时间密切相关。拟南芥的开花时间由主效基因控制,玉米基因组中每个与

开花有关的QTL表型贡献率都很小,以加性效应为主,遗传力高^[7]。但也有研究表明,分别来源于温带和热带的光周期钝感和钝感自交系组合所衍生后代光周期相关性状的显性效应占主导地位,且普遍存在上位性效应。钝感和敏感自交系组合所衍生后代的相关性状主要表现为加性效应,显性效应和上位性效应明显降低,且不同组合间存在差异^[8]。

2.2 玉米光周期敏感性状的基因定位研究

QTL定位是发掘玉米光周期敏感性状相关基因的重要方法,不同研究者定位所使用的群体来源、亲本数量、群体大小、实验方案设计、表型性状收集地点、数量、数据处理方法等不尽相同。Chardon^[9]收集了67个玉米开花时间实验得到的313个QTL,通过统计与该性状相关的热点区域并利用Meta分析,建立了由62个一致的QTL组成的遗传模型,其中,位于第1、8、9、10这4条染色体上的6个QTL表现出较大的贡献率。Coles^[10]利用多群体联合分析,对由2个温带自交系和2个热带自交系创建的4个群体进行光周期敏感性状相关基因进行QTL定位,将主效QTL定位在第1、8、9、10染色体上,其中,效应最大的位于第10染色体上,其候选基因为 *ZmPR4*,这与Chardon, et al.等的结果高度一致。Wang^[11]利用1个温带自交系和1个热带自交系组配杂交组合,并利用其衍生的207个RIL在长、短日照条件下对与光周期相关的5个性状进行QTL定位,将相关位点集中在第4、6、8、9、10染色体上,其中,第10染色体的10.04区域贡献值最大且最稳定。Ducrocq^[12]将10.04目标区域缩小至1个170 kb的区域,预测该区段内的候选基因为水稻 *Ghd7*的同源基因。从以上不同QTL定位的结果可以看出,很多研究都在第10染色体的10.04区域定位到了影响玉米光周期敏感的主效QTL,说明该区域可能包含重要的光周期敏感反应相关基因。陈彦惠课题组对该染色体区域进行了进一步的精细定位,发现该区域至少包含3个光周期相关基因:*ZmCCT*^[13]、*PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR3*(*AtPIF3*)和 *ZmCCA1*。

2.3 玉米光周期敏感性状基因的克隆研究现状

2.3.1 光信号接收基因的克隆及功能研究

光敏色素是植物接受光信号的主要光受体,玉米中含有 *PHYA1/2*、*PHYB1/2*和 *PHYC1/2*这3对光敏色素。对RIL群体的定位结果表明,每一对光敏色素的编码基因都位于染色体的同源区域上,说明他们是进化过程中染色体加倍的结果,他们的表达模式以及对光信号的反应和功能不尽相同,如在黑暗条件下生长的玉米幼苗,其 *PhyA*和 *PhyB*(主要是

PhyB1^[14] RNA的表达量比在光下生长的植株高,但是 *PhyC* 在光照和黑暗条件下的 RNA 表达量一致。光敏色素表达又具有组织特异性,如在玉米中胚轴中, *PhyB* 和 *PhyC* 在黑暗条件下的转录本积累量变化不大,但是 *PhyA* 的转录水平要比在叶片和叶鞘中低得多^[15]。不同光敏色素基因的功能有重叠又有差别,如 *PHYB1* 和 *PHYB2* 都能调节成熟玉米植株叶鞘和茎的伸长以及光介导的 *PhyA* 和 *Cab* 基因的转录; *PHYB1* 在红光条件下抑制中胚轴伸长,而 *PHYB2* 无此功能; *PHYB2* 介导光周期诱导的开花转换,而 *PHYB1* 在这方面的作用要小得多。这些光敏色素很可能参与光信号的接收和传导,并且在控制玉米开花时间上起重要作用。

2.3.2 玉米生物钟基因的克隆及功能研究

生物钟调节机制在不同植物中有很大的保守性。Wang^[16]克隆了拟南芥生物钟基因 *CCA1* 的同源基因 *ZmLHY* (*ZmCCA1* 的同源基因,为避免混淆,在此将位于玉米染色体组第4、10条染色体上的 *CCA1* 基因分别称为 *ZmLHY* 和 *ZmCCA1*)。Wang 报道,他们克隆的 *ZmLHY* 基因位于第10条染色体上,然而经过序列比对分析发现,该基因其实位于第4条染色体上。*ZmLHY* 在玉米叶片和顶端分生组织中呈光周期节律性表达,在拟南芥中过量表达该基因引起植株下胚轴变长,开花时间延迟,下游基因 *AtGI*、*AtCO* 和 *AtFT* 的转录也受到抑制,表明其参与玉米生物钟的调节。对 *ZmCCA1* 的功能分析表明,其与 *ZmLHY* 的功能部分冗余。

2.3.3 玉米光周期输出路径基因的克隆及功能研究

光周期是影响玉米开花期的重要外部因素,但是影响开花期的基因并非都参与或受光周期节律的调控。同时,很多非光周期基因也影响玉米的花期,但这类基因有很多可以调节光周期基因或受其调节。

玉米 *conz1* 是拟南芥 *CO* 和水稻 *Hd1* 的同源基因,位于玉米基因组第9条染色体上。与 *CO* 和 *Hd1* 在短日照下的表达模式类似, *conz1* 在短日照下呈光周期节律性表达^[17]。拟南芥 *CO* 基因受转录水平和转录后水平的调控,光照是维持 *CO* 稳定性的重要因素。高转录水平和光照条件同时存在才能保证 *CO* 的高水平积累,进而促进 *FT* 的表达和促进开花^[18]。鉴于 *conz1* 与 *CO* 基因的同源性,它很可能以与 *CO* 类似的方式促进玉米在长日照条件下开花。

id1 (indeterminate1) 编码1个具有锌指结构的转录因子,位于玉米基因组第1条染色体上,只在水稻等禾谷类作物中存在同源基因(在拟南芥中不存在)。*id1* 功能缺失导致植株营养生长期延长,叶片

数增多,花器官发育畸形。该基因只在未成熟的玉米叶片中表达,在成熟叶片和芽顶端分生组织中不表达,其表达量在开花转换之前达到最高峰。*id1* 的 mRNA 和蛋白表达都不受光周期信号的影响,因此它可能通过自主途径调控玉米开花转换。*ID1* 调节的下游基因可能在促进 *ZCN8* 从韧皮部到芽顶端分生组织的转运中起作用。另外, *ID1* 还可能以独立于 *CO/FT* 路径之外的方式调节开花转换^[19,20]。

dlf1 (delayed flowering1) 位于玉米染色体组第7染色体的长臂上,编码1个亮氨酸拉链类型的转录因子^[21]。 *DLF1* 是拟南芥 *FD* (FLOWERING LOCUS D) 的同源蛋白,在芽顶端、未成熟的雌穗、茎、根尖分生组织、胚胎和叶片等多个组织和器官中表达,在开花转换时期的芽顶端表达量最高,其在促进玉米开花转换过程中具有多效性。时空表达分析结果表明, *dlf1* 的表达量只有达到一定阈值才能促进芽顶端分生组织向花组织转换,在之后的生殖生长早期阶段下降到很低的水平。*dlf1* 位于 *id1* 基因的下游,它介导开花诱导信号从叶片到芽分生组织的传递^[22]。

ZCN8 是拟南芥 *FT* 的类似基因,位于玉米染色体组第8条染色体的8.05区域,其编码的蛋白具有成花素的特征^[23]。在光周期敏感的玉米自交系中, *ZCN8* 呈光周期节律性表达,且短日照促进其转录,而在光周期钝感的玉米自交系中,其转录不受光周期影响,表现出较弱的光周期循环模式。与拟南芥 *FT* 空间表达模式类似, *ZCN8* 主要在叶片韧皮部表达。在营养生长阶段的茎尖部位异位表达引起植株早花,而通过 microRNA 抑制其表达,则推迟开花。*zcn8* 位于 *id1* 基因的下游, *dlf1* 基因的上游。在芽顶端分生组织中, *DLF1* 和 *ZCN8* 可能形成复合体(与拟南芥 *FD* 和 *FT* 的作用方式类似)激活下游 *Zmm4* 等花器官基因的表达^[24]。

Jin^[25] 利用含有368个玉米自交系的关联作图群体在13个环境下对筛选到的53个 *CCT* 基因与开花时间的相关性进行分析,发现其中的45个与开花时间相关,并对位于第5条染色体上的 *ZmCOL3* (水稻 *OsCOL4* 的同源基因)进行了分析。细胞核定位结果表明,该基因编码的蛋白定位在细胞核中,过量表达该基因的玉米自交系无论在长日照还是短日照下都推迟开花约4 d。在该基因3'端非翻译区1个胞嘧啶的插入和启动子区域551 bp的片段插入很可能与其表达和玉米对热带和温带地区的适应能力有关。结合过量表达该基因的转基因植株和对照植株的 RNA-seq 分析结果,推测 *ZmCOL3* 可能通过正向调节 *ZmCCT* 的表达或通过影响生物钟抑制开花。

ZmCCT 是水稻 *Ghd7* 的同源基因, 定位于玉米基因组第 10 条染色体的 10.04 区域, 在玉米光周期反应调节过程中具有重要作用^[26]。Ku^[27] 创建了含有亚热带玉米自交系 CML288 *ZmCCT* 片段的温带自交系黄早四(HZ4)的近等基因系(HZ4-NIL, *ZmCCT* 高水平表达)。与 HZ4 相比, 在长日照条件下, HZ4-NIL 中很多与光周期节律、抗旱、耐热以及抗病性相关基因的表达量发生了改变, CML288 *ZmCCT* 片段赋予 HZ4-NIL 更高的耐旱性、耐热性和抗病性。因此 *ZmCCT* 是连接光周期反应与抗(耐)逆反应的一个重要节点。

ZmCCT9 也是一个含有 CCT 结构域编码序列的基因, 位于玉米染色体组第 9 条染色体上, 其编码的蛋白(*ZmCCT9*-EGFP)定位于洋葱表皮细胞的细胞核中。该基因主要在成熟的叶片的维管束和厚壁组织纤维细胞中表达。无论在长日照还是短日照条件下, *ZmCCT9* 的表达都表现出光周期节律性, 但是在后者中的表达节律弱得多。利用 CRISPR/Cas9 技术敲除玉米自交系 ZC01 *ZmCCT9* 促进植株在长日照条件下开花, 进一步研究表明, *ZmCCT9* 通过抑制 *NCN8* 的表达从而抑制开花^[28]。

NF-Y 转录因子是胚形成、抗旱性、分生组织保持以及光周期依赖的开花等生物学过程的重要调节因子。*ZmNF-YA3* 是 NF-Y 类型的转录因子, 该蛋白很可能与 CO-like 和 FPF1 形成三聚体并结合 *ZmFT-like12* 基因的启动子而促进其表达进而促进开花转换^[29]。另外, *ZmNF-YA3* 还通过对 *bHLH92*、*FAMA* 和 *MYC4* 基因表达的调节提高玉米的抗旱和耐高温反应。

另外, 玉米上克隆的与开花时间相关的基因还有 *ZmTOC1*、*Zmm4*、*Zmm15*、*Zmm24*、*Zmm31*^[30]、*ZmRap2.7*^[31]、*ZmELF4*、*ZmCOL*、*ZmTFL1*、*ZmHd6*、*LUX*、*ZmFKF1*、*ZmPRR37*、*ZmPRR59*、*ZmPRR73*、*FCA*、*GIGZ1a/b*、*ZmMADS1* 等^[32], 其中, 有很多可能参与光周期敏感调节过程。Dong^[32] 对已经克隆的与玉米开花时间控制相关的部分基因做了总结并提出了一个预测玉米开花时间的基因调节网络模型。

3 结 论

玉米的光周期敏感相关性状, 特别是开花时间性状, 与产量、耐旱、抗病性等密切相关。因此, 克隆影响玉米光周期敏感性的基因, 并对其功能进行研究, 构建光周期调节的调控网络, 有助于了解玉米的进化, 减少热带和亚热带种质资源在温带利用的障碍, 加快温带地区玉米育种的进程。目前, 虽然已经

定位和克隆了一些与玉米光周期敏感途径相关的基因, 并对其功能进行了研究, 但是要充分了解其调节机制, 这些还远远不够。现阶段存在的主要问题, 玉米光周期敏感是一个数量性状, 其调节基因极多, 很多基因还没有被定位或克隆; 虽然已经克隆了一些与玉米光周期相关的基因, 并对其中的少数进行了功能研究, 但是大多数基因的功能仍需完善和发掘; 由于前两个问题的存在, 很难构建玉米光周期相关基因的调控网络。所以, 目前玉米光周期调节机制的研究重点, 在继续完善和挖掘已克隆基因的功能的基础上, 进一步定位和克隆相关基因, 并对其功能及相互间的调节关系进行研究以构建调控网络。

参考文献:

- [1] Valérie H, Knowles C L, Schoor J K, et al. Pea LATE BLOOMER1 is a GIGANTEA ortholog with roles in photoperiodic flowering, deetiolation, and transcriptional regulation of circadian clock gene homologs[J]. *Plant Physiology*, 2007, 144(2): 648-661.
- [2] Liew L C, Hecht V, Laurie R E, et al. DLE neutralis and late bloomer 1 contribute to regulation of the pea circadian clock[J]. *The Plant Cell*, 2009, 21(10): 3198-3211.
- [3] Hayama R, Coupland G. Shedding light on the circadian clock and the photoperiodic control of flowering[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, 6(1): 13-19.
- [4] Xue W, Xing Y, Weng X, et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice[J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(6): 761-767.
- [5] Kiniry J R, Ritchie J T, Musser R L, et al. The photoperiod sensitive interval in maize1[J]. *Agronomy Journal*, 1983, 75(4): 687-690.
- [6] 王翠玲, 程芳芳, 孙朝晖, 等. 玉米光周期敏感性的遗传特性及相关基因的研究进展[J]. *玉米科学*, 2008, 16(1): 11-14, 19.
Wang C L, Cheng F F, Sun Z H, et al. Advances in genetic research and related genes of photoperiod sensitivity in maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2008, 16(1): 11-14, 19. (in Chinese)
- [7] Buckler E S, Holland J B, Bradbury P J, et al. The genetic architecture of maize flowering time[J]. *Science*, 2009, 325(5941): 714-718.
- [8] 陈彦惠, 张向前, 常胜合, 等. 热带玉米光周期敏感相关性状的遗传分析[J]. *中国农业科学*, 2003, 36(3): 248-253.
Chen Y H, Zhang X Q, Chang S H, et al. Studies on the heredity of the traits related to the photoperiod-sensitive phenomenon among the temperate X tropical crosses in maize[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(3): 248-253. (in Chinese)
- [9] Fabien C, Bérangère V, Laurence M, et al. Genetic architecture of flowering time in maize as inferred from quantitative trait loci meta-analysis and synteny conservation with the rice genome[J]. *Genetics*, 2004, 168(4): 2169-2185.
- [10] Coles N D, McMullen M D, Balint-Kurti P J, et al. Genetic control of photoperiod sensitivity in maize revealed by joint multiple population analysis[J]. *Genetics*, 2010, 184(3): 799-812.
- [11] Wang C, Cheng F, Sun Z, et al. Genetic analysis of photoperiod sensitivity in a tropical by temperate maize recombinant inbred population using molecular markers[J]. *Theoretical and Applied Genetics*,

- 2008, 117(7): 1129–1139.
- [12] Ducrocq S, Giauffret C, Madur D, et al. Fine mapping and haplotype structure analysis of a major flowering time quantitative trait locus on maize chromosome 10[J]. *Genetics*, 2009, 183(4): 1555–1563.
- [13] Yang Q, Li Z, Li W, et al. CACTA-like transposable element in *ZmCCT* attenuated photoperiod sensitivity and accelerated the post-domestication spread of maize[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, 110(42): 16969–16974.
- [14] Sheehan M, Kennedy L, Costich D, et al. Subfunctionalization of *PhyB1* and *PhyB2* in the control of seedling and mature plant traits in maize[J]. *Plant Journal*, 2007, 49(2): 338–353.
- [15] Sheehan M J, Farmer PR, Brutnell T P. Structure and expression of maize phytochrome family homeologs[J]. *Genetics*, 2004, 167(3): 1395–1405.
- [16] Wang X, Wu L, Zhang S, et al. Robust expression and association of *ZmCCA1* with circadian rhythms in maize[J]. *Plant cell reports*, 2011, 30(7): 1261–1272.
- [17] Miller T A, Muslin E H, Dorweiler J E. A maize *CONSTANS*-like gene, *conz1*, exhibits distinct diurnal expression patterns in varied photoperiods[J]. *Planta*, 2008, 227(6): 1377–1388.
- [18] Song Y H, Ito S, Imaizumi T. Flowering time regulation: photoperiod- and temperature-sensing in leaves[J]. *Trends in plant science*, 2013, 18(10): 575–583.
- [19] Wong A Y M, Colasanti J. Maize floral regulator protein *INDETERMINATE1* is localized to developing leaves and is not altered by light or the sink/source transition[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(3): 403–414.
- [20] Coneva V, Zhu T, Colasanti J. Expression differences between normal and indeterminate1 maize suggest downstream targets of *ID1*, a floral transition regulator in maize[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(13): 3679–3693.
- [21] Neuffer M G, Coe E H, Wessler S R. Mutants of maize[J]. *Quarterly Review of Biology*, 1997.
- [22] Muszynski M G, Dam T, Li B, et al. *delayed flowering1* encodes a basic leucine zipper protein that mediates floral inductive signals at the shoot apex in maize[J]. *Plant Physiology*, 2006, 142(4): 1523–36.
- [23] Guo L, Wang X, Zhao M, et al. Stepwise cis-Regulatory changes in *ZCN8* contribute to maize flowering-time adaptation[J]. *Current Biology*, 2018: 1–11.
- [24] Meng X, Muszynski M G, Danilevskaya O N. The FT-Like *ZCN8* Gene functions as a floral activator and is involved in photoperiod sensitivity in maize[J]. *Plant Cell*, 2011, 23(3): 942–960.
- [25] Jin M, Liu X, Jia W, et al. *ZmCOL3*, a *CCT* gene represses flowering in maize by interfering with the circadian clock and activating expression of *ZmCCT*[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2018, 60(6): 465–480.
- [26] Hung H Y, Shannon L M, Tian F, et al. *ZmCCT* and the genetic basis of day-length adaptation underlying the postdomestication spread of maize[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012, 109(28): 1913–1921.
- [27] Ku L, Lei T, Su H, et al. Dual functions of the *ZmCCT*-associated quantitative trait locus in flowering and stress responses under long-day conditions[J]. *Bmc Plant Biology*, 2016, 16(1): 239–254.
- [28] Huang C, Sun H, Xu D, et al. *ZmCCT9* enhances maize adaptation to higher latitudes[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(2): 334–341.
- [29] Su H, Cao Y, Ku L, et al. Dual functions of *ZmNF-YA3* in photoperiod-dependent flowering and abiotic stress responses in maize[J]. *Advance Access publication 22 August 2018*, 2018, Advance Access publication: Advance Access publication.
- [30] Danilevskaya O N, Xin M, Selinger D A, et al. Involvement of the MADS-box gene *ZMM4* in floral induction and inflorescence development in maize[J]. *Plant Physiology*, 2008, 147(4): 2054–2069.
- [31] Salvi S, Sponza G, Morgante M, et al. Conserved noncoding genomic sequences associated with a flowering-time quantitative trait locus in maize[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(27): 11376–11381.
- [32] Dong Z, Danilevskaya O, Abadie T, et al. A gene regulatory network model for floral transition of the shoot apex in maize and its dynamic modeling[J]. *PLoS One*, 2012, 7(8): e43450.

(责任编辑:朴红梅)